第 37 卷第 5 期
2017 年 3 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.37,No.5
Mar.,2017

DOI: 10.5846/stxb201510092034
韩永强,弓少龙,文礼章,侯茂林.水稻施用硅肥对稻纵卷叶螟幼虫取食和成虫产卵选择性的影响.生态学报,2017,37(5):1623-1629.
Han Y Q, Gong S L, Wen L Z, Hou M L.Effect of silicon addition to rice plants on *Cnaphalocrocis medinalis* feeding and oviposition preference. Acta Ecologica Sinica,2017,37(5):1623-1629.

水稻施用硅肥对稻纵卷叶螟幼虫取食和成虫产卵选择性的影响

韩永强[1,2],弓少龙[1],文礼章[2],侯茂林[1,*]

1 植物病虫害生物学国家重点实验室,中国农业科学院植物保护研究所,北京 100193/南方粮油作物协同创新中心,长沙 410128
2 湖南农业大学植物保护学院,长沙 410128

摘要:采用感虫水稻品种 TN1,设置 3 种施硅水平,即高硅(0.32 g Si/kg 土壤)、低硅(0.16 g Si/kg 土壤)和不施硅对照(0 g Si/kg 土壤),研究了施用硅肥对稻纵卷叶螟产卵和取食选择性的影响。结果表明:稻纵卷叶螟幼虫对硅处理水稻叶片的取食选择性和成虫在硅处理水稻上的着卵量、着卵率均显著低于对照水稻。高硅处理水稻叶片中的硅含量、可溶性糖含量和碳氮比高于对照,而氮含量低于对照;低硅处理水稻叶片的碳氮比高于对照、氮含量低于对照。同时,硅处理显著降低水稻的卷叶株率和卷叶率。这些结果表明,施硅能增强稻纵卷叶螟对水稻的不选择性,从而增强水稻对稻纵卷叶螟的抗性。

关键词:稻纵卷叶螟;水稻;硅;产卵选择;取食行为

Effect of silicon addition to rice plants on *Cnaphalocrocis medinalis* feeding and oviposition preference

HAN Yongqiang[1,2], GONG Shaolong[1], WEN Lizhang[2], HOU Maolin[1,*]

1 *State Key Laboratory of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100193, *China/Southern Regional Collaborative Innovation Center for Grain and Oil Crops in China, Changsha* 410128, *China*
2 *College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha* 410128, *China*

Abstract: Rice is a silicon (Si)-accumulating plant species. It is estimated that a rice crop producing 1,000 kg yield will remove 130 kg Si from the soil, twice as much as the combined absorption of nitrogen, phosphorus, and potassium. The rice leaf folder (LF), *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée), is one of the most destructive rice pests in Asian rice-producing countries. Recently, major outbreaks of LF have been reported in many Asian countries including China, severely threatening rice production. Rice varieties resistant to LF have either a high Si cell density or high Si content in the leaf blade. Currently, LF populations are principally managed with chemical insecticides that have caused high residual, insecticide resistance and a resurgence of pests. Alternatively, cultivar resistance and crop management including Si amendment are being developed. There is increasing evidence showing a positive association between high plant Si content and resistance to insect herbivory in monocots and dicots. Si amendment can influence insect herbivores in several ways, including acting as a physical barrier, deterring feeding behavior, reducing food consumption efficiency and performance, and effecting herbivores at a transcriptional level through differential regulation of plant genes. In the present paper, we report the effects of Si addition to rice plants on feeding and oviposition preference and damage by the LF. We used the

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31371951)
收稿日期:2015-10-09; **网络出版日期:**2016-07-13

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: mlhou@ippcaas.cn

susceptible rice cultivar Taichung Native 1 (TN1) and added Si at 0.32 (high rate), 0.16 (low rate), and 0 g Si/kg soil (control). In preference tests, LF larval settlement and egg deposition on rice plants amended with Si at both the low and high rates were significantly reduced. Si amendment at the high rate significantly increased the Si and soluble sugar contents and C/N ratio and decreased the nitrogen content in rice leaves compared with the control; Si addition at the low rate significantly increased the C/N ratio and decreased the nitrogen content in rice leaves in comparison with the control. The damage rates decreased significantly in rice plants amended with Si at the high rate than that of the control. Our results indicate that Si addition to susceptible rice plants could enhance plant resistance to LF through reduced feeding and oviposition preference.

Key Words: rice leaf folder; rice; silicon; feeding preference; oviposition preference

稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée)属鳞翅目螟蛾科,是水稻上重要的迁飞性害虫,主要分布在亚洲、大洋洲、东非等国家和地区[1]。在我国,东起台湾,西至西藏,南至海南,北到黑龙江,28 个省(市、区)均有发生危害[1]。近年来,耕作制度改革、水稻品种更新及适宜的气候条件等诸多因素在一定程度上加剧了稻纵卷叶螟的发生和为害。该虫在 2003 年出现全国性特大暴发,此后连年猖獗为害,2007 年再次出现全国性大暴发,发生面积高达 2530 万 hm^2,给我国水稻生产造成严重的经济损失[2]。此外,稻纵卷叶螟对常用杀虫剂的抗药性有所增强,这增大了其防治难度和成本。面对这种发生态势,增强水稻对稻纵卷叶螟的抗性成为其综合治理的重要组分。除遗传途经外,栽培管理也有望调节水稻对稻纵卷叶螟的抗性,如增施硅肥。

硅是地壳中含量最丰富的元素之一,仅次于氧,居第二位。虽然硅不是植物的必需营养元素,但硅在增强植物抗病性和抗虫性方面都具有重要作用。多数研究表明施用硅肥能提高植株硅含量,从而增强植物对植食性昆虫的抗性[3-8]。如施用硅肥提高禾本科杂草的叶片粗糙度、阻碍食叶昆虫取食、延缓发育、降低食物同化效率[3];改变植物叶表面特性[9];促进植物挥发性次生物质的合成和释放,进而影响植食性昆虫的产卵和取食选择[10]。抗稻纵卷叶螟水稻品种的一个显著特征是叶片硅含量高或硅细胞密度高[11-12]。水稻是典型的喜硅作物,有“硅酸植物”之称,具有主动吸收和富集硅的能力[13]。因此,有望通过施用硅肥来提高水稻植株的硅含量,进而增强其抗虫性。本文对盆栽水稻施用硅肥,研究施硅对稻纵卷叶螟产卵和取食选择性的影响,以期为通过施用硅肥来调控稻纵卷叶螟种群及其综合防治提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 水稻及硅处理

供试水稻品种为 TN1(感虫品种)。水稻种子在 50℃温水中浸种 24 h 后置于人工气候箱催芽 72 h。以塑料育秧盒(长×宽×高:75 cm×45 cm×15 cm)作苗床播种,第 25 日移栽。秧苗双本移栽到 10 L 的塑料桶(直径×高:24.5 cm×20 cm)中,每桶移栽 2 穴。塑料桶内装同一批同质烘干的砂质壤土(有机质含量 2.19%,全氮含量 1.58 g/kg,速效磷含量 3.22 mg/kg,速效钾含量 98.16 mg/kg,有效硅含量 0.21 g/kg),每桶装 4.2 kg 干土。

根据土壤有效硅含量和水稻对硅的需求量,硅钙钾肥(山西富邦肥业有限公司,可溶性硅含量≥11.7%,CaO≥25.0,K_2O≥4.0%,MgO≥2.0)按照 g Si/kg 土壤的比例施用,共设置 3 个水平(按有效成分 Si 计算):(1)0 g/kg(对照);(2)0.16 g/kg(低硅处理);(3)0.32 g/kg(高硅处理)。

各处理均按每千克土壤施用纯氮 0.37 g(包括磷酸二铵中纯氮的量和尿素中纯氮的量;尿素,含 N≥46.4%)、五氧化二磷 0.25 g(磷酸二铵,含 N 16%、P_2O_5 44%)、氧化钾 0.35 g(包括硅钙钾肥中 K_2O 的量和氯化钾中 K_2O 的量;氯化钾,K_2O≥60%)。施硅处理和不施硅处理的氮、磷、钾肥施用量相同。尿素分 4 次施用:移栽前(4/10)、分蘖期(3/10)、抽穗期(2/10)、乳熟期(1/10),磷酸二铵移栽前一次施用,氯化钾分两次施用:移栽前(2/3)、抽穗期(1/3)。硅钙钾肥于移栽前 72 h 与基肥混合一次施用,肥料施用后搅拌。

盆栽稻苗共分为两部分,一部分置于室外自然感虫,各处理盆栽稻苗完全随机排列;另一部分置于温室内,防止自然发生害虫的为害。盆栽稻苗不施用杀虫剂,按照水稻各生育期的需水规律浇水,浇水量最多以不漫过桶沿为限。

1.2 供试虫源

于 2013 年 6 月下旬成虫盛发时,在农业部桂林有害生物野外科学观测实验站(广西桂林市兴安县)稻田内用捕虫网捕捉成虫,然后将其置于圆柱形纱网笼罩(纱网直径×高 = 123 cm×103 cm;内衬圆柱形铁丝框架,直径×高 = 120 cm×100 cm)中集体交配,选取移栽后 40 d 的对照盆栽稻株,放入笼罩内,供稻纵卷叶螟卷成虫产卵,产卵后,剪取带有卵粒的水稻叶片,一端用脱脂棉保湿,置于铺有湿润滤纸的培养皿(直径×高 = 9 cm×2 cm)中。培养皿置于人工气候箱中((28±1)℃,RH(70±5)%,L∶D = 16∶8 h),逐日观察虫卵孵化情况,选取部分初孵或 3 龄幼虫供试。其余的幼虫用对照水稻叶片饲养至化蛹,取羽化后的雌雄成虫备用。

1.3 硅处理对土壤硅含量的影响

于移栽前和移栽后 60 d 采集土壤用于测定硅含量。移栽后取样时,每处理随机挑选 5 盆盆栽稻株用于土壤取样,取样后将相同处理不同盆栽的土壤进行合并,共 4 种土壤样品。土壤样品在 105℃ 下烘干至恒重,粉碎后过 80 目筛的样品备用,采用醋酸缓冲液浸提法测定土壤硅含量[14]。

1.4 硅处理对水稻叶片硅含量和碳氮比的影响

从移栽后 40 日龄 TN1 盆栽水稻上剪取相同叶位的叶片(即 40 日龄稻苗包括心叶在内的倒数第 2 片完全叶,叶片分化完成后的倒四叶)各 50 片左右。叶片在 110℃ 下杀青 15 min,后在 80℃ 下烘干至恒重,叶片干样用于硅含量、总氮含量和可溶性糖含量测定。将烘干后的叶片用食物粉碎机粉碎,过 60 目筛的粉末用于测定硅含量[15]。叶片总氮含量和可溶性糖含量分别采用凯氏定氮法和蒽酮比色法测定[16],根据总氮含量和可溶性糖含量计算叶片碳氮比(C/N)。不同处理每个指标采用不同样品重复测定 3 次。

1.5 稻纵卷叶螟初孵和 3 龄幼虫对硅处理水稻的选择性

选取移栽后 40 日龄不同硅处理 TN1 盆栽稻株,每处理剪取倒四叶 2 片,3 个处理共 6 片叶,每片叶长约 6 cm,一端用脱脂棉保湿,将上述 6 片叶等距离排列在 1 个底部铺有湿润滤纸的白色圆盘(半径 30 cm)中,在圆心处接入 30 头初孵幼虫,5 h 后计数各叶片上的幼虫数。重复 15 次。针对 3 龄幼虫的实验方法类似,不同的是在圆心处接入 2 头饥饿 2 h(保持在有湿润滤纸的培养皿中)的 3 龄幼虫,持续观察直至幼虫停留在某一水稻叶片并开始取食后,或者持续观察至 30 min 后停止实验。重复 35 次。

1.6 稻纵卷叶螟成虫对硅处理水稻的产卵选择性

采用笼罩法测定稻纵卷叶螟成虫的产卵选择性。选取移栽后 40 日龄不同硅处理 TN1 盆栽稻株各 2 盆,3 个硅处理共 6 盆,去除枯黄叶片及叶鞘,每盆保留 10 株健壮分蘖,将不同硅处理的 6 盆稻株等距离顺序排列在一个圆上(盆外缘在直径 120 cm 内)。仔细清除稻苗上的其他任何昆虫后,用圆柱形尼龙纱笼(纱网直径×高 = 123 cm×103 cm;内衬圆柱形铁丝框架,直径×高 = 120 cm×100 cm)罩住。每笼罩接入 12 对稻纵卷叶螟雌雄成虫,并饲以 15%蜂蜜水,任其自由产卵。72 h 后计数各处理水稻上的卵粒数,计算产卵量和着卵率。着卵率 = (每处理水稻上的卵粒数/笼罩内所有处理水稻上的卵粒数)×100%。1 个笼罩为 1 次重复,设 9 次重复,重复之间轮换笼罩内各处理稻苗的相对位置。产卵选择性试验在室外自然温度和光照下进行。

1.7 硅处理水稻对稻纵卷叶螟为害的影响

盆栽稻苗室外自然感虫,随机选择移栽后 40 日龄不同硅处理 TN1 盆栽稻株各 15 盆,计数每盆稻株的分蘖数、叶片总数、卷叶株数和卷叶数,计算卷叶株率和卷叶率。卷叶株率(%) = (卷叶株数/分蘖数)×100;卷叶率(%) = (卷叶数/叶片总数)×100。

1.8 数据分析

试验所得数据采用 SPSS 16.0 统计软件进行单因素方差分析(ANOVA),用 Tukey 测验法比较不同处理间的差异显著性。百分数数据在方差分析前进行平方根反正弦转换,以满足方差分析要求。

2 结果与分析

2.1 硅处理对土壤硅含量的影响

施用硅肥或不施硅肥盆栽 60 d 后,盆栽土壤 Si 含量与盆栽前土壤 Si 含量之间存在显著差异($F = 124.532$, $df = 3, 11$, $P<0.001$) (图 1)。相对于处理前的土壤,高硅和低硅处理盆栽土壤的 Si 含量在 60 d 后分别上升了 22.7%和 9.3%,而不施硅肥盆栽土壤的 Si 含量却下降了 48.6%(图 1)。

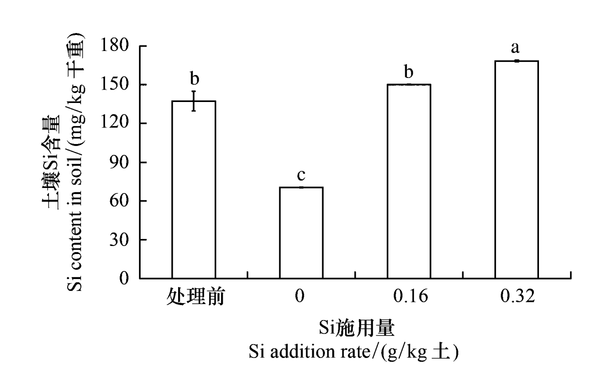


图 1 施硅前和施硅 60 d 后土壤硅含量

Fig.1 Soil silicon contents before and 60 d after Si addition

2.2 硅处理对水稻叶片硅含量和碳氮比的影响

硅处理显著影响水稻叶片 Si 含量($F = 10.185$, $df = 2, 8$, $P = 0.012$) 和可溶性糖含量($F = 13.255$, $df = 2, 8$, $P = 0.006$;图 2)。高硅处理水稻叶片的 Si 和可溶性糖含量分别比对照显著增加 26.7%和 30.9%。

水稻叶片的氮含量($F = 27.257$, $df = 2, 8$, $P = 0.001$) 随硅施用量的增加而逐渐降低,在不同处理间存在显著差异(图 2)。高硅和低硅处理水稻叶片的氮含量分别比对照显著降低 15.2%和 8.3%。施用硅肥显著增大水稻叶片的碳氮比($F = 23.703$, $df = 2, 8$, $P = 0.001$) (图 2) ,高硅和低硅处理水稻叶片的碳氮比分别比对照显著增加 42.8%和 39.6%。

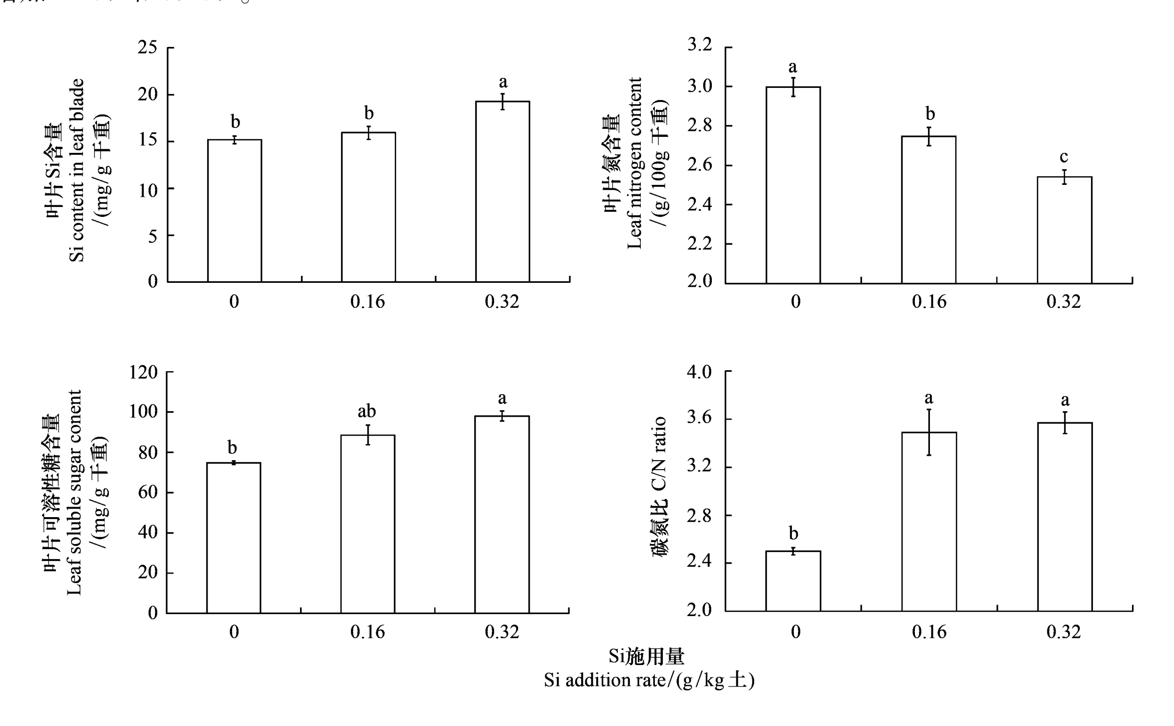


图 2 硅处理对水稻对叶片硅含量、可溶性糖含量、氮含量和碳氮比的影响

Fig.2 Effects of silicon addition to rice plants on contents of silicon, soluble sugar, nitrogen and C ∶N ratio in rice leaves

2.3 稻纵卷叶螟幼虫对不同硅处理水稻的选择性

稻纵卷叶螟初孵和 3 龄幼虫对不同硅处理水稻叶片的选择性随硅施用量的增加而逐渐降低,在不同处理间存在显著差异(初孵幼虫, $F = 89.16$, $df = 2, 47$, $P<0.001$,图 3;3 龄幼虫, $F = 64.866$, $df = 2, 50$, $P<0.001$,图 3)。稻纵卷叶螟初孵幼虫对高硅和低硅处理水稻叶片的选择比例分别比对照低 33.1%和 26.7%;3 龄幼虫对高硅和低硅处理水稻叶片的选择比例分别比对照低 30.9%和 20.8%。

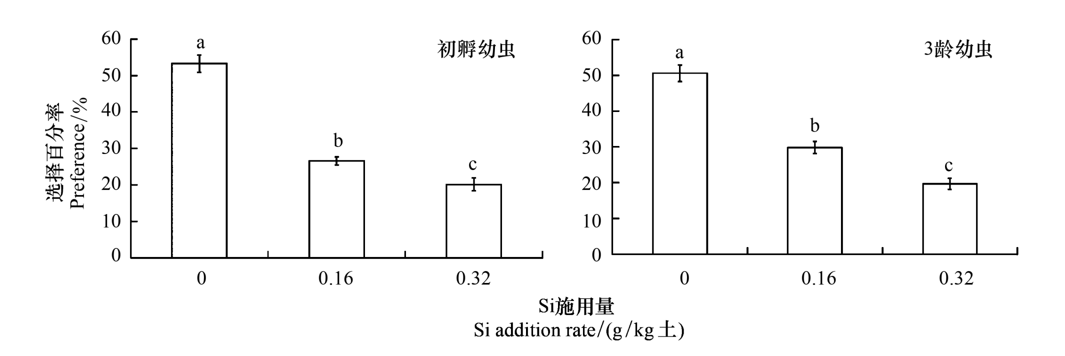


图 3　稻纵卷叶螟幼虫对不同硅处理水稻的选择性

Fig.3　Preference of *C. medinalis* larvae for rice leaves from plants with or without Si addition

2.4　稻纵卷叶螟成虫对不同硅处理水稻的产卵选择性

硅处理水稻上稻纵卷叶螟的着卵量($F=7.137$, $df=2$, 26, $P=0.004$;图 4)和着卵率($F=17.936$, $df=2$, 26, $P<0.001$;图 4)均显著降低。稻纵卷叶螟成虫在高硅和低硅处理水稻上的着卵量分别比对照减少45.3%和 27.6%;着卵率分别比对照降低 18.6%和 11.0%。

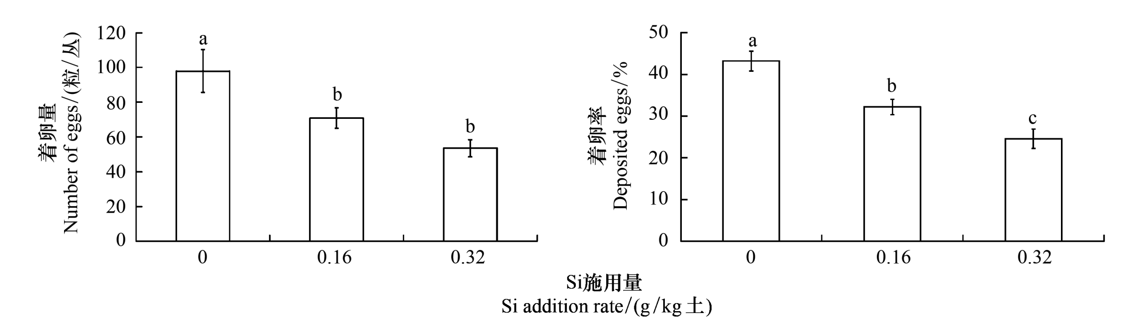


图 4　稻纵卷叶螟成虫对不同硅处理水稻的产卵选择性

Fig.4　*C. medinalis* oviposition preference for silicon-treated and control rice plants

2.5　硅处理水稻对稻纵卷叶螟为害的影响

硅处理显著影响水稻的卷叶株率($F=7.716$, $df=2$, 44, $P=0.001$)和卷叶率($F=6.215$, $df=2$, 44, $P=0.004$)(图 5)。高硅处理水稻的卷叶株率和卷叶率分别比对照显著降低 24.3%和 10.8%。

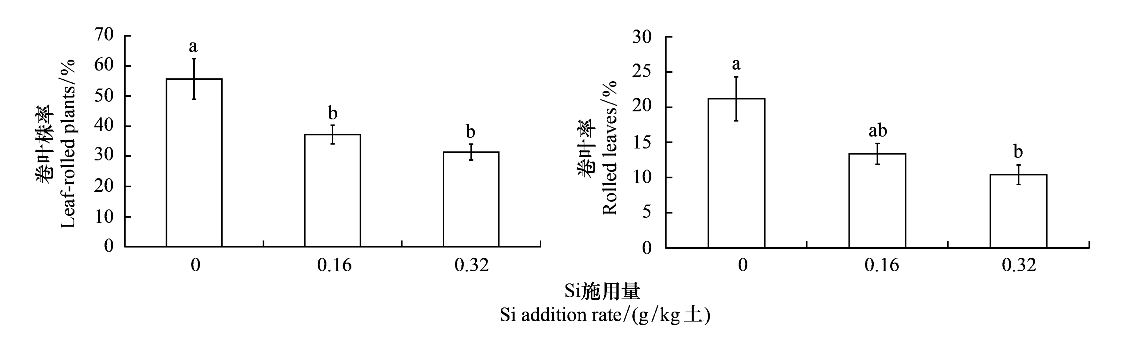


图 5　不同硅处理水稻对稻纵卷叶螟为害的影响

Fig.5　Effects of silicon addition to rice plants on percentage of leaf-rolled plants and rolled leaves

3　讨论

植物抗虫性,是害虫与植物之间在一定条件下相互作用的表现。植物抗虫机制表现为抗生性、耐害性和不选择性 3 个方面。不选择性是指昆虫不趋向植物栖息、产卵或取食的一些特性。植物的表面形态、生理生

化特性和分泌的挥发性次生物质可以阻止昆虫趋向植物产卵或取食,从而避免或减轻害虫的为害。结果表明,稻纵卷叶螟初孵和 3 龄幼虫对硅处理水稻叶片的选择比例显著低于对照,同时硅处理显著降低水稻的卷叶株率和卷叶率以及稻纵卷叶螟的着卵量和着卵率。水稻是典型的硅酸植物,可以主动吸收和富集硅[13]。硅富集在水稻茎秆、叶鞘和叶片的表皮细胞,增加植物组织的硬度和粗糙度,降低植物可消化性[3,17],这可能有助于降低施硅水稻的卷叶率。前人就不同抗性水稻品种对稻纵卷叶螟的选择行为进行了研究。稻纵卷叶螟 1 龄和 3 龄幼虫对感虫品种水稻叶片的选择性显著高于抗虫品种[12,18],稻纵卷叶螟成虫在感虫水稻品种上的着卵量显著高于抗虫品种[18]。施用硅肥增强稻纵卷叶螟对水稻不选择性的机制尚不清楚,有研究表明硅在植物叶表面的绒毛、毛状体和刺等附属物沉积,改变叶表面形态特性[9],增加植物挥发性次生物质的释放[10],本研究中施硅增大叶片硅含量,从而可能改变叶片的表明形态特性和挥发性次生物质的释放,导致稻纵卷叶螟不选择施硅水稻,这也可能是施硅水稻受害率下降的原因之一。此外,也有一些研究表明,植物体内硅的排列方式和沉积位点对植食性昆虫取食为害的阻抗作用比植物硅含量本身更为重要。如野生稻叶表皮硅细胞排列紧密,杂交稻叶表皮硅细胞排列疏松,相比较而言,野生稻对稻纵卷叶螟的抗性更高[19]。

硅处理显著提高叶片可溶性糖含量。可溶性糖是高等植物的主要光合产物,也是碳水化合物代谢和暂时储藏的主要形式,在植物代谢中具有重要作用,是植物体内重要的抗逆调节物质,与植物抗虫性密切相关[20-21]。植物组织中的糖含量过高或过低均不利于昆虫的生长发育,可溶性糖含量高可以提高植物自身的抗性水平[22]。施用硅肥可以促进水稻叶片光合产物运输,显著提高叶片可溶性糖含量,在一定程度上可能对害虫的取食危害具有补偿作用,进而增强其耐害性。

硅处理显著降低叶片氮含量、提高叶片碳氮比。一般而言,植物组织中高的 C/N 比和低的含氮量,降低了植物对植食性昆虫取食的营养价值,进而导致植食性昆虫取食增加、发育延缓、繁殖力下降等一系列反应,对大多数植食性昆虫的种群发展是不利的[23]。硅通过什么途径改变植物对植食性昆虫的营养价值,这还有待于深入研究。

施硅通过降低稻纵卷叶螟幼虫的食物转化效率而增强施硅水稻对其抗生性[8]。硅处理水稻叶片的硅含量、可溶性糖含量和碳氮比升高,而氮含量降低;施硅导致稻纵卷叶螟幼虫对水稻叶片的取食选择性和成虫的着卵量及着卵率下降,并进而降低水稻的卷叶株率和卷叶率。因此,施用硅肥还可以通过降低稻纵卷叶螟幼虫和成虫对施硅水稻的选择性来增强水稻的抗虫性。

施用硅肥对土壤和水稻具有多种良好的生理效应,如增强水稻的抗病性[24]、抗倒性[25]、对极端温度的抗性[26]和抗紫外线辐射能力[27],提高水分利用效率[28],促进稻穗发育和提高稻米产量和品质[17,29]。因此,可以通过施用硅肥来综合调控水稻的生长发育和水稻对稻纵卷叶螟的抗虫性。

参考文献(References):

[1] 张孝羲, 陆自强, 耿济国, 李国柱, 陈学礼, 吴学文. 稻纵卷叶螟迁飞途径的研究. 昆虫学报, 1980, 23(2): 130-140.

[2] 刘宇, 王建强, 冯晓东, 蒋学辉. 2007 年全国稻纵卷叶螟发生实况分析与 2008 年发生趋势预测. 中国植保导刊, 2008, 28(7): 33-35.

[3] Massey F P, Ennos A R, Hartley S E. Silica in grasses as a defence against insect herbivores: contrasting effects on folivores and a phloem feeder. Journal of Animal Ecology, 2006, 75(2): 595-603.

[4] 韩永强, 刘川, 侯茂林. 硅介导的水稻对二化螟幼虫钻蛀行为的影响. 生态学报, 2010, 30(21): 5967-5974.

[5] Hou M L, Han Y Q. Silicon-mediated rice plant resistance to the Asiatic rice borer (Lepidoptera: Crambidae): effects of silicon amendment and rice varietal resistance. Journal of Economic Entomology, 2010, 103(4): 1412-1419.

[6] Ye M, Song Y Y, Long J, Wang R L, Baerson S R, Pan Z Q, Zhu-Salzman K, Xie J F, Cai K Z, Luo S M, Zeng R S. Priming of jasmonate-mediated antiherbivore defense responses in rice by silicon. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(38): E3631-E3639.

[7] Sidhu J K, Stout M J, Blouin D C, Datnoff L E. Effect of silicon soil amendment on performance of sugarcane borer, *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Crambidae) on rice. Bulletin of Entomological Research, 2013, 103(6): 656-664.

[8] Han Y Q, Lei W B, Wen L Z, Hou M L. Silicon-mediated resistance in a susceptible rice variety to the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis*

Guenée (Lepidoptera: Pyralidae). PLoS One, 2015, 10(4): e0120557.

[9] Hartley S E, Fitt R N, McLarnon E L, Wade R N. Defending the leaf surface: intra- and inter-specific differences in silicon deposition in grasses in response to damage and silicon supply. Frontiers in Plant Science, 2015, 6(1): 35-35.

[10] Kvedaras O L, An M, Choi Y S, Gurr G M. Silicon enhances natural enemy attraction and biological control through induced plant defences. Bulletin of Entomological Research, 2010, 100(3): 367-371.

[11] Sudhakar G K, Sudhakar S, Mishra S B. Susceptibility of rice varieties of different durations to rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* Guen. evaluated under varied land situations. Journal of Entomological Research, 1991, 15(2): 79-87.

[12] 王亓翔. 水稻抗稻纵卷叶螟鉴定方法及抗性机制研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2009.

[13] Ma J F, Tamai K, Yamaji N, Mitani N, Konishi S, Katsuhara M, Ishiguro M, Murata Y, Yano M. A silicon transporter in rice. Nature, 2006, 440(7084): 688-691.

[14] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.

[15] 戴伟民, 张克勤, 段彬伍, 孙成效, 郑康乐, 蔡润, 庄杰云. 测定水稻硅含量的一种简易方法. 中国水稻科学, 2005, 19(5): 460-462.

[16] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2006.

[17] Ma J F, Miyake Y, Takahashi E. Silicon as a beneficial element for crop plants//Datnoff L E, Snyder G H, Korndorfer G H, eds. Silicon in Agriculture. Amsterdam: Elsevier Science, 2001: 17-39.

[18] 田卉. 重庆稻区主栽水稻品种对稻纵卷叶螟的抗性评价及防治指标研究[D]. 重庆: 西南大学, 2013.

[19] Ramachandran R, Khan Z R. Mechanisms of resistance in wild rice *Oryza brachyantha* to rice leaffolder *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae). Journal of Chemical Ecology, 1991, 17(1): 41-65.

[20] 覃光球, 严重玲, 韦莉莉. 秋茄幼苗叶片单宁、可溶性糖和脯氨酸含量对 Cd 胁迫的响应. 生态学报, 2006, 26(10): 3366-3371.

[21] Koyama K, Mitsuhashi J. Rearing of the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* Horvath (Hemiptera: Delphacidae) on a synthetic diet. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology, 1980, 24(2): 117-119.

[22] 李进步, 方丽平, 吕昭智, 张铮. 棉花抗蚜性与可溶性糖含量的关系. 植物保护, 2008, 34(2): 26-30.

[23] Watt A D, Whittaker J B, Docherty M, Brooks G, Lindsay E, Salt D T. The impact of elevated atmospheric CO_2 on insect herbivores//Harrington R, Stork N E, eds. Insects in a Changing Environment: Symposium of the Royal Entomological Society. New York: Academic Press, 1993: 198-217.

[24] Cai K Z, Gao D, Luo S M, Zeng R S, Yang J Y, Zhu X Y. Physiological and cytological mechanisms of silicon-induced resistance in rice against blast disease. Physiologia Plantarum, 2008, 134(2): 324-333.

[25] Epstein E. Silicon. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 641-664.

[26] 吴晨阳, 姚仪敏, 邵平, 王燚, 汪志威, 田小海. 外源硅减轻高温引起的杂交水稻结实降低. 中国水稻科学, 2014, 28(1): 71-77.

[27] Goto M, Ehara H, Karita S, Takabe K, Ogawa N, Yamada Y, Ogawa S, Yahaya M S, Morita O. Protective effect of silicon on phenolic biosynthesis and ultraviolet spectral stress in rice crop. Plant Science, 2003, 164(3): 349-356.

[28] Gao X P, Zou C Q, Wang L J, Zhang F S. Silicon improves water use efficiency in maize plants. Journal of Plant Nutrition, 2005, 27(8): 1457-1470.

[29] Alvarez J, Datnoff L E. The economic potential of silicon for integrated management and sustainable rice production. Crop Protection, 2001, 20(1): 43-48.